BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 39 — N° 4, 1967, pp. 647-656.

LE PROBLÈME DES PTYCHADENA *(FAM. RANIDAE)* *DU GROUPE* MASCARENIENSIS *DANS L'OUEST AFRICAIN*

Par Maxime LAMOTTE

La grande majorité des espèces de *Ptychadena* est caractérisée par les fentes des sacs vocaux du mâle qui se terminent postérieurement *au dessous* de l'insertion des bras : on les dit en position infère (fig. 1a et 1b). Des Iles Mascareignes et de Madagascar est connue depuis 1841 une espèce, *Ptychadena mascareniensis* [1], dont les sacs vocaux se terminent au contraire *au dessus* de l'insertion des bras, en position supère (fig. 1e).

Depuis sa description, *Pt. mascareniensis* a été signalé de presque tout le continent africain, car toutes les formes dont les sacs vocaux sont en position supère lui ont été généralement rapportées. De fait, ces formes présentent à première vue une grande homogénéité en ce qui concerne les caractères habituellement les plus utilisés pour définir une espèce de *Ptychadena* : la palmure y est d'une grande constance, ainsi que les proportions du corps et des membres, les tubercules du métatarse et des orteils, la coloration générale.

A plusieurs reprises, cependant, des auteurs divers ont voulu décrire comme espèces distinctes des *Ptychadena* à fentes supères, mais il s'est en général avéré difficile d'en maintenir la validité lorsqu'elles étaient comparées à des séries de *Pt. mascareniensis* vrais. C'est ainsi que *Rana idae* Steindachner (1864), *Rana nilotica* Seetzen (1855), *Rana nigrescens* Steindachner (1864), *Rana porosissima* Steindachner (1867), *Rana newtoni* Bocage (1886), *Rana venusta* Werner (1907), ont été placés ensuite dans la synonymie de *Ptychadena mascareniensis*.

A une date plus récente, Loveridge avait distingué deux sous-espèces de *Pt. mascareniensis* : une forme de forêt, de plus grande taille, répandue dans l'Ouest de l'Afrique, à laquelle il donne le nom de *Pt. mascareniensis venusta*, et une forme orientale, plus petite, non forestière, qu'il rapporte à la forme typique de Madagascar et appelle *Pt. mascareniensis mascareniensis*.

K. P. Schmidt et F. Inger (1959) ont repris, dans leur étude sur les Amphibiens du Parc National de l'Upemba, le problème de ces formes

1. L'espèce a été décrite sous le nom générique de *Rana*, mais il est raisonnable actuellement de subdiviser l'ancien genre *Rana* et de rapporter les formes de groupe *mascareniensis* et des groupes voisins au genre *Ptychadena*.

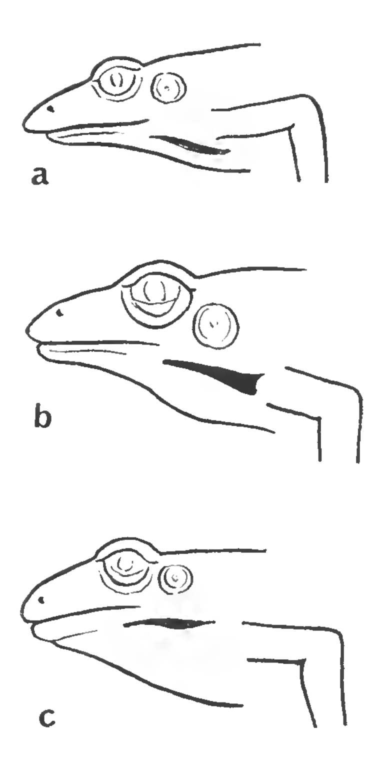


Fig. 1. — Schéma de la disposition des sacs vocaux chez les *Ptychadena* :
a) *Pt. tournieri* (position infère très nette).
b) *Pt. superciliaris* (position infère peu nette).
c) *Pt. mascareniensis* (position supère).

du groupe *mascareniensis*. A la faveur d'un abondant matériel en provenance du Libéria, du Cameroun et de nombreuses localités du Congo belge, ils ont confirmé les vues de Loveridge et montré la réalité des différences qui séparent une forme de savane — qu'ils citent seulement du Parc de l'Upemba (Congo belge) — et une forme de forêt, qu'ils citent du Libéria, du Cameroun et de diverses localités du Congo belge (Ruwenzori, Stanleyville, Garamba, etc...). Ayant constaté que le nom de *venusta* a été donné initialement à un individu qui correspond en fait à la forme de savane (*Rana venusta* a été décrit de Mongalla, au Soudan), et qu'aucune forme encore décrite ne correspond à la forme de forêt, les auteurs américains donnent de cette dernière une diagnose détaillée et la baptisent *Pt. mascareniensis hylaea*, conservant à la sous-espèce de savane le nom de *Pt. mascareniensis mascareniensis*.

Schmidt et Inger ne disposaient d'aucun matériel de *Pt. mascareniensis* provenant des zones de savane de l'Ouest africain. Les récoltes nombreuses faites depuis quelques années dans cette partie de l'Afrique permettent maintenant de compléter leur travail et de préciser la situa-

tion taxinomique des *Ptychadena* à fentes vocales supères dans la région qui comprend le Sénégal, la Guinée, la Sierra Leone, le Libéria, la Côte d'Ivoire et la Haute-Volta.

Existence dans l'Ouest africain de deux formes distinctes de **Ptychadena** a fentes vocales supères.

Si l'on compare des séries de *Ptychadena* à sacs vocaux supères en provenance de diverses parties de l'Ouest africain, on est frappé par l'existence de deux groupes de tailles chez les adultes.

Dans un premier groupe, que nous pourrons plus loin rattacher à la forme *pumilio*, les mâles ont pour la longueur museau-anus des valeurs comprises entre 29 et 36 mm. Les femelles qui leur sont associées sont comprises entre 34 et 40 mm. Ces spécimens de petite taille proviennent tous de biotopes herbacés des zones de savane.

Dans le second groupe, dont nous verrons qu'il peut être rapporté à l'espèce décrite sous le nom de *hylaea*, les mâles ont de 48 à 58 mm du museau à l'anus, et les femelles correspondantes de 59 à 72 mm. Les biotopes de capture de ces séries de grande taille sont tous typiquement des biotopes forestiers de la zone humide de l'Afrique occidentale.

Il est important de remarquer que, si l'on s'en tient aux adultes, aucun intermédiaire n'a été trouvé entre ces deux groupes d'individus qui représentent donc bien deux entités distinctes (fig. 2).

La comparaison des deux groupes fait apparaître d'autres caractères distinctifs que la taille.

1) La palmure des orteils est légèrement plus étendue chez la petite forme que chez la grande forme forestière, ainsi qu'il ressort de la comparaison des phalanges non palmées aux différents orteils :

	I	II		III		IV		V
Forme *hylaea*	1 à 1 $^1/_2$	2	1 à 1 $^1/_3$	2 $^1/_2$	1 $^1/_2$	2 $^2/_3$ à 3	2 $^1/_4$ à 2 $^1/_2$	1
Forme *pumilio*	1 à 1 $^1/_4$	2	1 à 1 $^1/_3$	2	1 à 1 $^1/_4$	2	2	1

On remarque en particulier chez *hylaea* les 3 phalanges libres au côté interne de l'orteil IV, au lieu de 2 chez *pumilio*, et une dissymétrie de la palmure autour du doigt IV.

Mieux que toute description la figure 3 fait apparaître les différences, faibles certes mais indiscutables, qui permettent de distinguer les palmures des deux formes.

2) Parmi les différences biométriques, on peut signaler, outre celle qui concerne la longueur du corps, l'aspect plus élancé de *Pt. hylaea*, dont les pattes postérieures sont relativement plus allongées : c'est ainsi que le rapport $\frac{\text{Tibia}}{\text{Corps}}$ est de 0,63 en moyenne chez *hylaea* au lieu de 0,59 chez *pumilio*.

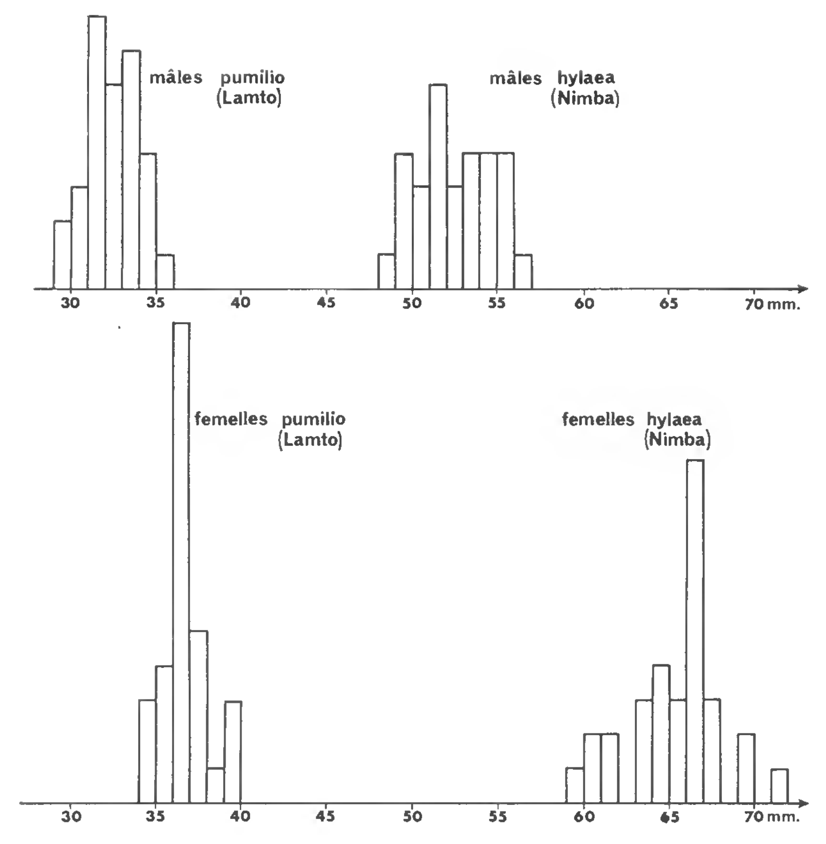


Fig. 2. — Histogrammes de la distribution des tailles (longueur museau-anus) chez les mâles et chez les femelles des deux formes *pumilio* (série de la savane de Lamto, en Côte d'Ivoire) et *hylaea* (série de la forêt du Nimba, en Guinée).

3) Les dessins de la face postérieure des cuisses présentent également quelques caractères distinctifs, mais la variabilité assez grande qui se manifeste au sein de chaque groupe rend plus délicate la séparation nette des deux groupes. Il en est de même pour la plupart des caractères de pigmentation, comme par exemple la pigmentation gulaire, qui, chez les deux formes, peut être presque absente, ou former de petites taches dispersées tendant même parfois vers des marbrures (voir fig. 4 et 5).

Le statut des deux formes et le problème de nomenclature.

De ces deux formes de *Ptychadena* à fentes vocales supères qui peuplent ainsi l'Afrique occidentale, la plus grande, qui vit exclusivement en forêt, correspond très exactement à la sous-espèce *Pt. mascareniensis hylaea* décrite par Schmidt et Inger sur des exemplaires capturés dans une

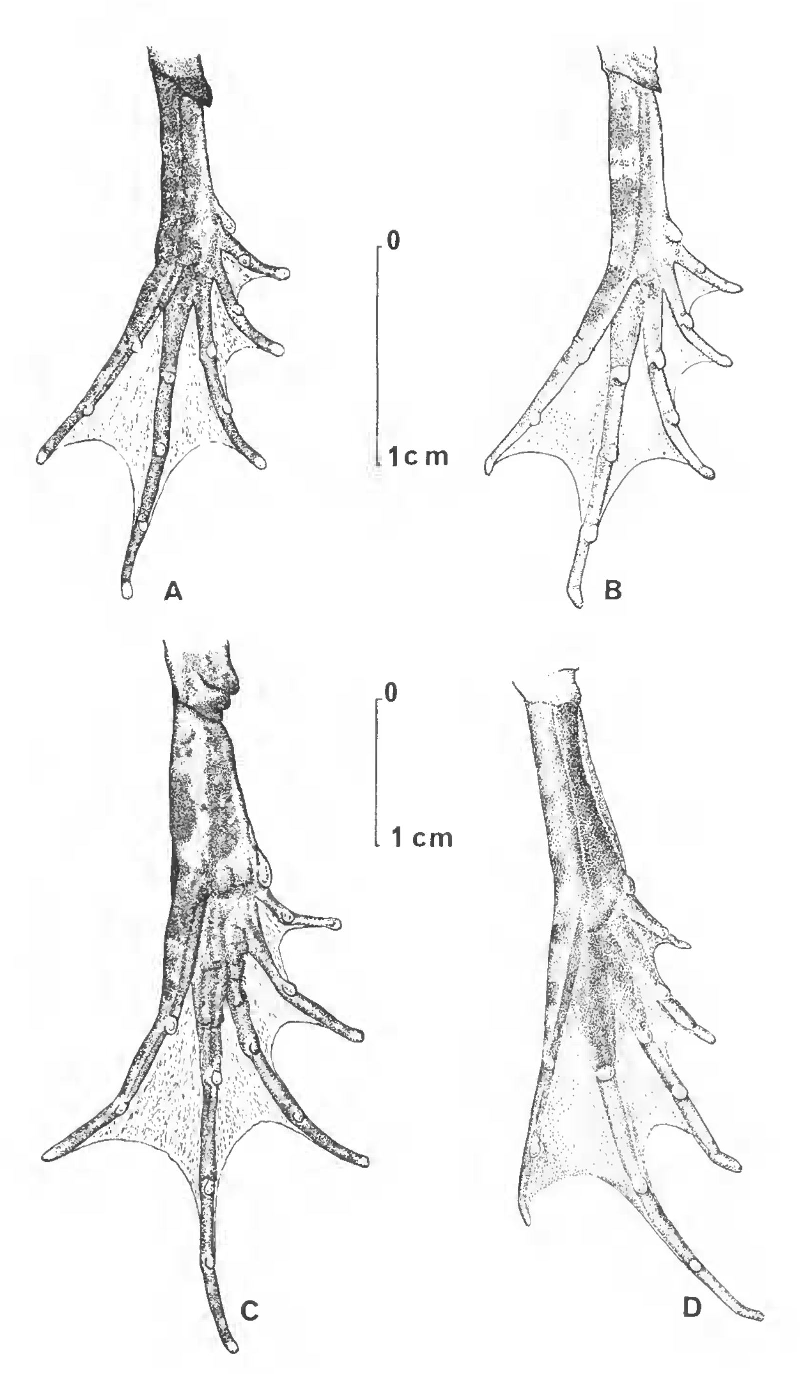


Fig. 3. — Palmures comparées des formes *hylaea* et *pumilio* :
A *Pt. mascareniensis pumilio* de Côte d'Ivoire (Lamto).
B. *Pt. mascareniensis pumilio* de Haute Volta.
C. *Pt. hylaea* de Côte d'Ivoire (Mt Nimba).
D. *Pt. hylaea* de Sierra Leone (Mt Loma).

ocalité du Libéria proche du Nimba. Une série des spécimens que j'ai étudiés provient précisément de localités guinéennes très voisines, puisque distantes de quelques kilomètres seulement. Comme celle du Nimba, les autres séries de Côte d'Ivoire forestière, de Guinée et de Sierra Leone présentent une ressemblance très grande avec le type. Il est donc manifeste que tous les spécimens de grande taille et issus de biotopes forestiers qui ont été observés dans l'Ouest africain se rattachent à cette même forme *hylaea* (fig. 4).



Fig. 4. — Vue dorsale et aspect de la gorge chez *Ptychadena hylaea*.

De la forme la plus petite, inféodée aux biotopes herbacés, des lots importants provenant notamment de Haute Volta et du centre de la Côte d'Ivoire ont été étudiés. Très homogènes entre eux, ils sont, de plus, semblables au type de *Ptychadena pumilio* décrit par Boulenger en 1920 de Médine, au Sénégal (fig. 5).

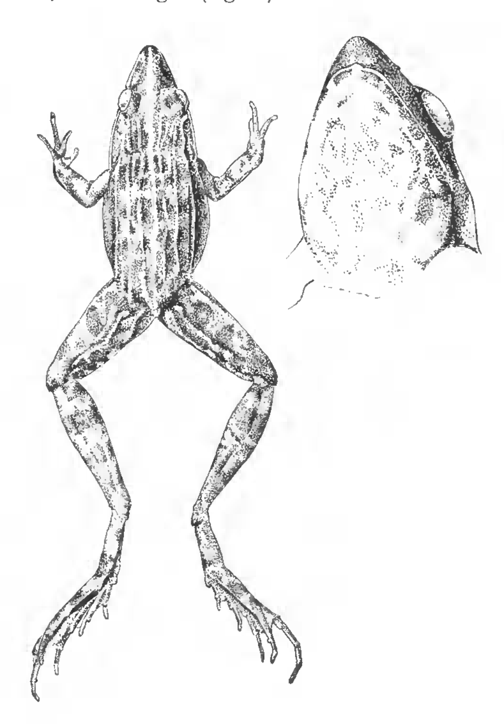


Fig. 5. — Vue dorsale et aspect de la gorge chez *Ptychadena mascareniensis pumilio.*

Le statut systématique de cette dernière forme reste toutefois à préciser. Originaire d'une région où peu de récoltes de Batraciens ont été faites, *Pt. pumilio* n'a été longtemps connu que par les deux spécimens décrits. Or la diagnose de l'espèce renferme quelques renseignements qui correspondent mal à la réalité et qui ont conduit à en donner une image très trompeuse et à en masquer ainsi les affinités réelles.

Boulenger avait indiqué en particulier l'existence d'un petit tubercule sous le talon et l'existence d'un tel tubercule, caractère assez rare, avait conduit à rapprocher *Pt. pumilio* de *Pt. trinodis* qui, par tous ses autres caractères, s'en écarte très nettement. En réalité, l'examen des types (mâle et femelle) montre qu'il n'y a pas de tubercule au talon : la présence d'une petite tache blanche est à l'origine de cette confusion. Il n'existe de même qu'un seul tubercule métatarsien, et non deux comme il est dit dans la diagnose.

La particularité la plus intéressante chez *Pt. pumilio* est en fait la

position supère des fentes vocales du mâle, qui permet de ranger l'espèce dans le groupe *mascareniensis*. L'examen des autres caractères du type de *Pt. pumilio* et des séries de spécimens qui peuvent lui être rapportées, fait même apparaître une grande ressemblance avec les *Pt. mascareniensis* de Madagascar (et des Mascareignes, région d'origine de l'espèce) : la palmure est presque identique, ainsi que l'aspect général, la pigmentation et les proportions du corps et des membres. En ce qui concerne la taille, les spécimens de Madagascar sont en règle générale plus grands que ceux de l'Ouest africain. Plus précisément, la différence de taille entre les sexes est sensiblement plus marquée à Madagascar, où les femelles peuvent devenir assez grandes :

	Mâles	Femelles
Forme *pumilio* de l'Ouest africain...........	29-36 mm	34-40 mm
Forme *mascareniensis* de Madagascar........	29-41 mm	38-50 mm

Il semble raisonnable, compte tenu de la grande distance entre les aires de répartition des deux formes, et compte tenu des quelques différences morphologiques qui les distinguent, de considérer la forme de l'Ouest africain comme une sous-espèce de *Ptychadena mascareniensis* distincte de celle de Madagascar. Étant identique au type de *Ptychadena pumilio*, décrit au Sénégal, cette sous-espèce de l'Ouest africain doit s'appeler *Ptychadena mascareniensis pumilio* Boulenger. Son aire de répartition s'étend du Sénégal au Nigéria.

Les lieux de capture des deux formes *hylaea* et *pumilio* dans l'Ouest africain ont été reportés sur la figure 6. Dans la mesure où elles sont connues avec une précision suffisante, les aires de deux formes ne se recouvrent franchement nulle part : elles semblent allopatriques. Nous avons d'ailleurs indiqué que *pumilio* était une forme de savane et *hylaea* une forme de grande forêt : leur non-coexistence apparaît donc normale et imposée essentiellement par des exigences écologiques fondamentalement opposées.

L'opposition même des habitats constitue en soi un argument non négligeable en faveur d'une « distance taxinomique » importante. La considération des populations vivant au voisinage de la lisière forêt-savane apporte à la solution du problème taxinomique un argument plus décisif encore. Dans la région de Lamto (canton de Gpakobo), en moyenne Côte d'Ivoire, la zone de contact entre la forêt et la savane est caractérisée par une intrication complexe d'étendues de savanes herbacées et de galeries forestières. Dans les premières vivent en grande abondance des *Ptychadena mascareniensis pumilio*. Or, malgré la proximité immédiate de la forêt, où il leur arrive de pénétrer de quelques mètres et même davantage, ces spécimens de *pumilio* ne sont en rien plus proches morphologiquement de la forme *hylaea* que ceux de Haute Volta ou du Sénégal, éloignés de plusieurs centaines de kilomètres de la zone forestière. De même, les *Pt. hylaea* des forêts des Monts Loma qui jouxtent des étendues de savane, restent parfaitement conformes au type *hylaea*. Il

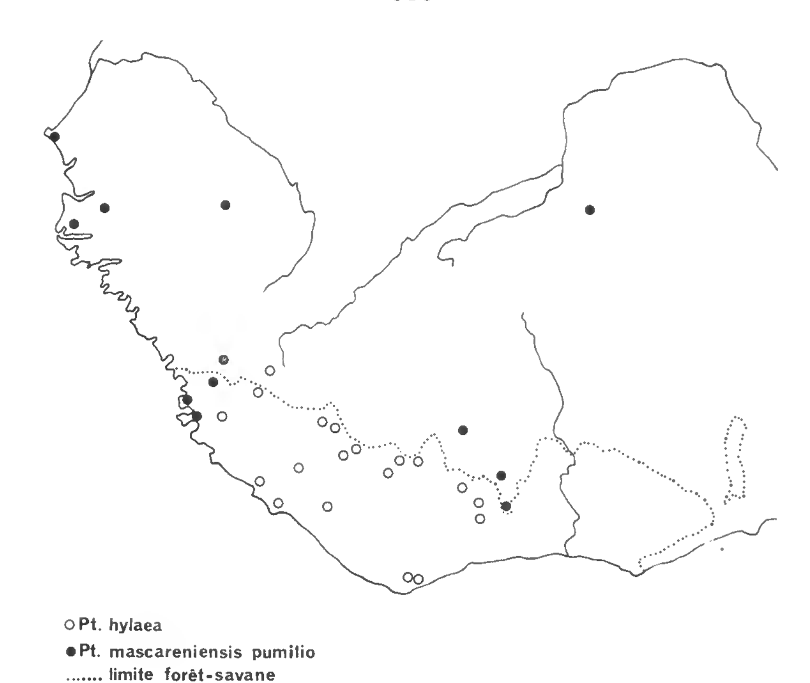


Fig. 6. — Localités de captures des formes *hylaea* et *pumilio* dans l'Ouest africain.

paraît donc logique d'admettre qu'aucun échange génique ne se fait entre les deux formes, malgré la possibilité qu'elles ont de se rencontrer dans les mares de lisière. La découverte à Lamto dans une savane de lisière, au milieu de nombreux *Pt. pumilio*, d'un spécimen typique de *Ptychadena hylaea* est venue confirmer l'individualité des deux formes et la barrière génétique qui les sépare.

On doit donc conclure qu'il s'agit bien de deux espèces distinctes, dont les aires de répartition, caractérisées par des biotopes différents, sont contiguës sur de longues distances et peuvent même, çà et là, chevaucher sur quelques dizaines ou quelques centaines de mètres.

Puisque la forme forestière de grande taille présente en Afrique occidentale paraît être génétiquement isolée, donc spécifiquement distincte de *Pt. mascareniensis pumilio* et comme, par ailleurs, elle se distingue immédiatement de *Pt. mascareniensis* par divers caractères, il convient de la nommer, non pas *Pt. mascareniensis hylaea*, mais bien *Ptychadena hylaea* Schmidt et Inger.

Une étude ultérieure fera ressortir les difficultés qui se présentent dans d'autres régions d'Afrique à propos des rapports entre les formes se rattachant à *Pt. mascareniensis* et celles qui se rapprochent plutôt de *Pt. hylaea.* Il s'agit, en effet, de deux espèces polytypiques voisines très largement répandues dans toute l'Afrique, l'une dans les régions forestières, l'autre dans les régions de savane. A la faveur de zones de

végétation intermédiaire, les deux espèces semblent, çà et là, s'être retrouvées en contact l'une avec l'autre ; des phénomènes d'introgression ont alors conduit à des mélanges de caractères qui sont déroutants pour le systématicien et posent des problèmes particulièrement délicats de nomenclature.

Laboratoire de Zoologie
de l'École Normale Supérieure
24, *rue Lhomond, Paris,* 5e

BIBLIOGRAPHIE

Bocage, J. V. Barboza du, 1886. — Reptis e Amphibios de S. Thomé. *J. Sci. math. phys. nal. Lisboa*, **42**, pp. 70-73 et 103-104.

Boulenger, G. A., 1920. — Description of three new Frogs in the collection of the British Museum. *Ibid.*, **9**, pp. 106-108.

Duméril, A. M. C. et G. Bibron, 1841. — Erpétologie Générale. VIII, pp. 350-352.

Guibé, J. et M. Lamotte, 1957. — Révision systématique des *Plychadena* d'Afrique occidentale. *Bull. I.F.A.N.*, **19**, A, n° 3, pp. 947-948 et 978-985.

Loveridge, A., 1941. — Report on the Smithsonian-Firestone Expeditions. Collection of Reptiles and Amphibians from Liberia. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **91**, pp. 113-140.

Schiøtz, A., 1964. — A preliminary list of Amphibians collected in Sierra Leone. *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.*, **127**, pp. 23 et 24.

Schmidt, K. P. et R. F. Inger, 1959. — Exploration du Parc National de l'Upemba. Fasc. 56, Amphibians, pp. 76-85.

Steindachner, F., 1864. — Batrachologische Mittheilungen. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, pp. 226 et 268.

Werner, F., 1907. — Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbscharf Treilt unternommen... XII. Die Reptilien und Amphibien. *Silzber kaiserl. Akad. Wiss. Wien*, **116**, 1, 104 p., pl.